第30卷 第2期 昆 虫 学 报 Vol. 30, No. 2
1987 年 5 月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA May, 1987

七星瓢虫成虫下颚须上的化学感受器

严福顺 钦俊德 项秀芬
（中国科学院动物研究所）

摘要 七星瓢虫成虫下颚须端节的内侧是一个船背形隆起的平面，其上着生栓锥形化学感受器约1,500个，其中一半左右是味觉感受器，其余为嗅觉感受器。每一个味觉感受器小体内，有感受细胞4—8个，它们的树突远区通过感橛腔时，或处于同一个感橛腔中，或在2个感橛腔中，或在3个感橛腔中。每一个嗅觉感受器小体内，感受细胞的数目恒为3个，有很大的感受器淋巴腔。感橛较薄，终止于栓锥腔的基部。树突在栓锥腔内分枝。栓锥的顶部有许多半球状突起。下颚须内所具有的感受细胞比下唇须内所具有的超百倍之多，由取食时下颚须的动作来判断，它们的主要作用在于寻找和试探食物。
关键词 七星瓢虫 下颚须 味觉感受器 嗅觉感受器 栓锥感受器

昆虫口器上的化学感受器与食物选择和调节取食活动有非常密切的关系。七星瓢虫成虫的下唇须和下颚须的端节部为化学感受器的主要着生区域，作者等曾对成虫下唇须上的化学感受器的形态结构进行过观察（严福顺等，1982）。

七星瓢虫成虫在爬行寻找食物时，总是用下颚须和下唇须不断地拍击探索前进。在用人工饲料喂养时，若口器接触到食物就停止爬行，用下颚须和下唇须进行短时间频率高、振幅较小的触诊探测食物，而后开始取食。在取食过程中，左右下颚须向后下方伸展，不与食物接触，而下唇须则保持与食物相接触。当用天然食料蚜虫喂养时，除了在接触到蚜虫时不作更多的探索而立即攻击外，其余的动作与取食人工饲料时相同。

下颚须和下唇须在取食时的一系列动作表明七星瓢虫对不同性质的食料有不同的反应，同时也表明两者在调节取食活动中存在着一定的功能差异。本文是作者在研究了下唇须味觉感受器的基础上对下颚须上的感受器的种类和其结构特征进行比较研究。

材 料 与 方 法

所用的七星瓢虫系北京郊区采集的成虫和蛹。制备超薄切片的材料是室温下刚羽化的成虫。制备石蜡切片、超薄切片和扫描电镜样品的方法与上文（严福顺等，1982）相同。用 LKB 4 型超薄切片机切片，用 JEM—100CX 透射电镜和 JSE—35CF 扫描电镜观察和摄影。

观 察 结 果

1.下颚须感受器的外观特征

本文于1985年5月收到。
本工作承蒙本所和生物物理所两个电镜室同志的大力支持；于延芬同志帮助洗印照片；陈瑞谨同志绘制插图。呈此致谢。

七星瓢虫成虫下颚须由 4 节组成，其端节呈斧状，前端内侧面呈船背形隆起，密布皱纹，中央着生栓锥形感受器约 1,500 个，成带状排列(图版 I：1、2)。栓锥之间稀疏地散布腺体导管孔口。在栓锥形感受器的四周围，着生数目相近的表皮棘状突起，其间有许多直径约 2 微米，高约 0.5 微米的圆盘隆起，其四周被表皮褶皱形成的环状隆起所围绕（图版 I：3)。

中央的栓锥形感受器，有两种类型。一种类型为上端尖下端粗，外形很像下唇须上的味觉感受器，是为 A 型（图版 I：4、5、6)。另一种类型的栓锥形感受器上下端粗细差别不显著，是为 B 型，其直径约 1.5—2 微米，高约 3—3.5 微米，腰部略有收缩，下部表面上有纵脊 20 条以上，但不及 A 型感受器上显著。顶部呈馒头状隆起，有的中间稍向内凹，没有 A 型感受器所具有的顶部孔口，但可见到许多半球状隆起点，未能看清其上是否有小孔。在其基部的外围也围有一环索环状结构(图版 I：4、8)。上述 A、B 两种类型栓锥形感受器其数目大约相等。

2. A 型感受器的内部结构

A 型栓锥形感受器为厚壁单孔式感受器。壁层厚约 0.3 微米，中间有与外表棱脊对应排列的空隙(图版 I：7)。与下唇须上味觉感受器相比较，无论是外形或内部构造，两者都有相似之处。从图版 I：2 中可以看到，在感受器小体内，围核体向远方伸出树突，向近方伸出轴突，各条轴突随着向内延伸逐渐集合成为一条神经支索，后者又相继集合，最后形成一条直径约为 20—30 微米的神经索，通向中枢神经系统的食道下神经节（图版 I：9)。中鞘细胞和外鞘细胞之间未见有感受器淋巴腔，在许多小体中，连外鞘细胞也看不到。

但是，下颚须上 A 型感受器小体的结构也存在着与下唇须味觉感受器小体的明显不同处。第一，感受细胞(神经细胞)的数目不同。在下唇须感受器的每一个小体内，感受细胞数目为 3—5 个，其每条树突的纤毛区有 25 条以上神经小管。而下颚须上，每个 A 型感受器的感受细胞数为 4—8 个，每条树突在纤毛区有神经小管的数目只是偶尔有超过 15 条的情况。这两种感受器的感受细胞数目不同，但在树突内神经小管的总数却大致相等。第二、A 型感受器树突的远区被围隔的形式不止 2 种。在下唇须中有少数味觉感受器，它的所有树突的远区在同一个感橛腔中通过，而大多数小体，由于感橛纵向褶入的结果，将一条树突的远区单独围隔。而在下颚须中，除了有上述 2 种情况外，尚有少数小体其感橛有多处纵向褶入，结果将 2 条树突的远区分别围隔(图版 II：12、13)。此外，下唇须小体的内鞘细胞中有许多成簇的微小管群，而在下颚须的同种细胞中未见到有这种结构。

3. B 型感受器的内部结构

B 型栓锥形感受器除了外观形状不同于 A 型感受器之外，内部结构的显著不同点是：栓锥的壁层比 A 型的薄，约 0.17 微米，未见在 A 型感受器壁层中所具有的空隙。栓锥腔较大，腔内有稠密的液体，有时还能见到空泡结构，没有从感橛延伸出来的几丁质鞘。树突远区稀疏地裸露在栓锥腔内的液体中，条数多而细，偶尔可见到有些细枝紧靠栓锥的内壁(图版 II：10、11)，但未看清树突的终止点。未看到栓锥壁上有小孔。

B 型感受器内部的小体虽然和 A 型感受器有相同种类的细胞所构成，但在形态特征和神经细胞的数量方面有很大的不同。在 B 型感受器小体中感受细胞恒定为 3 个。从连

续的横切面来看,感橛很薄,终止于栓锥腔基部下(图 II: 10、14)。感橛在接近栓锥腔时,有时将 3 条树突远区分别围隔,这时感橛的横断面呈断裂状,可能与其即将消失有关（图版 II: 14)。根据在感橛腔内只有 3 条树突,而在栓锥腔内有许多条较细的树突(图版 II: 11)的现象,表明树突在进入栓锥腔之后发生了分叉。

B 型感受器小体的鞘细胞也与 A 型小体的颇不相同: 内鞘细胞较小,有较大的纤毛腔,迷宫较大,但不像 A 型感受器里那样复杂; 中鞘细胞和外鞘细胞之间有一个很大的感受器淋巴腔。从图版 III: 16、17 中可以看到: 中鞘细胞以较小部分围包内鞘细胞,在另一边较大部分形成一个空腔;越向远方,围包内鞘细胞的部分越小,空腔随之越大,最后形成杯状,"杯口"朝远方,终止于比内鞘细胞的远端稍远的水平上。外鞘细胞的体积比中鞘细胞大 1 倍以上,也围成一个杯状空腔,像一个倒扣的杯子扣于中鞘细胞的"杯口"之外,使两个"杯子"扣成一个很大的淋巴腔,感橛和树突就在其中通过（图版 III: 17 右)。整个感受器的构造如左图所示。

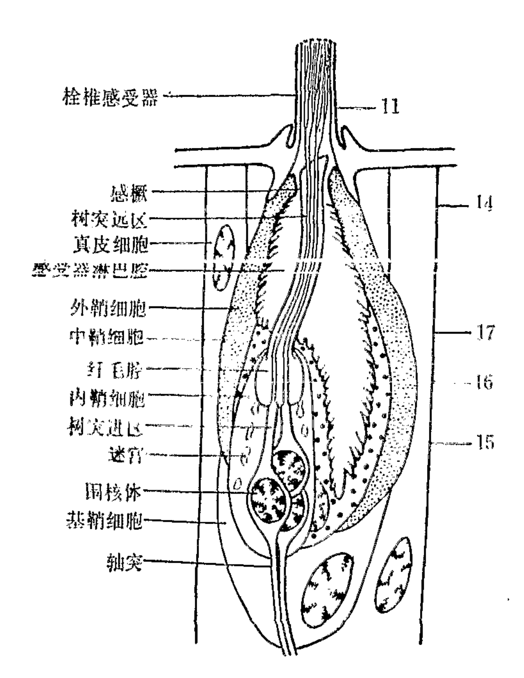


图 1 B 型感受器小体结构示意图,根据电镜照片推想绘制。图右侧数字表示相应号数的图版照片所反映的横切面位置。

讨论和结论

1. 关于下颚须上感受器的类型

关于昆虫感受器的形态结构和生理功能之间的关系,除了 Schaller (1978) 和 Schaller (1982) 以蜚蠊为材料做了大量的工作外,至今还没有人在这方面做更详细的研究 (Chapman, 1982)。目前,昆虫学家对昆虫感受器进行分类,规定了一些不太严格的标准,在某些情况下则是根据与已知功能的感受器的外观特征的相似性来断定,而不是根据特定感受器确切的生理效应作出结论。现公认栓锥形感受器凡厚壁、顶端有一个开孔者均是味觉感受器,即便已经证明这种感受器也有嗅觉的功能;而栓锥薄壁多孔的被认为是嗅觉感受器,不管这种感受器的嗅觉功能是否用电生理的方法得到了证实 (Dethier, 1963; Chapman, 1982)。本文中 A 型感受器从形态来看显然属于味觉感受器。但是,由于它们各有 4—8 个感受细胞,绝大多数有 1 条树突终止于栓锥的基部,起触觉作用以探测食物的物理性质。因此,大多数这种味觉感受器实际上是一种具有复合功能的感受器。由于它的栓锥高度只有 5—6 微米左右,至今还难于测定含有不同数目感受细胞和具有不同感橛围隔形式的感受器的功能谱。

关于 B 型感受器,至今还未见有人报道过相同的结构类型。它的神经细胞的数目和鞘细胞的形态结构很像 Altner 等人 (1983,1985) 所报道的昆虫温、湿度感受器。但很大的不同点是,后者的感受细胞的树突远区分枝后,不进入栓锥腔或进入栓锥腔后不分枝。更为重要的是,温、湿度感受器的感橛延伸到栓锥腔内,在湿度感受的过程中起着至关重要

的作用，而B型感受器的感棚就根本不进入栓锥腔(图版 II：10、11)。B型感受器的树突远区、鞘细胞的形态结构以及感棚不伸入栓锥腔的情况很像 Blaney (1977) 所报道的沙漠蝗下颚须上的嗅觉感受器，但后者栓锥壁上能看到众多的小孔，感受细胞数目远多于3个。根据与多种不同功能的感受器相比较，又根据七星瓢虫在取食时的行为，笔者仍认为B型感受器属嗅觉感受器。尽管未能见到可让气体分子进入栓锥腔的栓锥壁孔，但栓锥薄壁的本身却似乎是意味着易让气体分子透过。而栓锥腔内树突分叉，表明树突远区有很大的接收气体分子的表面，同时也表明可能在栓锥壁上有多个气体分子进人点，这些都是作为一个嗅觉感受器的重要特征的一部分。实际上，在栓锥的顶部有许多半球状突起，这正好与 Schoonhoven (1972) 在烟草天蛾幼虫下颚须上看到的嗅觉感器的末端特征相似。当时 Schoonhoven 未能看清突起中央的小孔，而现在随着电镜分辨能力的提高，有人看到了这种小孔的存在(与 Schoonhoven 教授个别交谈获知)。B型感受器上的这种半球上突起点可能正是小孔的所在处。关于B型感受器的功能谱也有待于今后进一步作生理学研究。

2. 关于下颚须和下唇须上感受器功能差异

七星瓢虫成虫下颚须上的感受器与下唇须上的感受器相比较，存在着许多显著的差异。下颚须上感受器的数目达 1,500 个左右，是下唇须上数目的 70—80 倍。在每一个味觉感受器中所具有的感受细胞的数目也不同，下颚须上每个感受器小体中有感受细胞 4—8 个，而下唇须中只有 3—5 个，两者之间各自具有感受细胞的总数有近百倍之差，这种差别的存在部分地决定了下颚须和下唇须在功能上的差异。

根据对七星瓢虫成虫取食行为的观察，在寻找食物时，总是用下颚须和下唇须进行触诊探索。在取食之后，下唇须继续保持与食物相接触，而下颚须就不再与食物接触了。这说明：①. 下颚须上的感受器在寻找食物时起重要作用，而下唇须上的感受器除在寻找食物时也起作用外，还在于监察食物的质量，进而对调节取食量起重要作用。根据 Blaney 和 Chapman (1969) 对沙漠蝗取食行为的研究，证明在非长时间挨饿的情况下，光靠下颚须上化学感受器的判断就能排除非食物。七星瓢虫和沙漠蝗虽食性不同，但靠下颚须上的感受器来探测食物似有类同之处。②. 下颚须上的嗅觉感受器在寻找食物，特别是在迁入食物所在地之后找到食物的过程中起着重要的作用。由于七星瓢虫的视力不强，成虫在明亮和黑暗的情况下分别只能看清在7毫米和2毫米以内的食物 (Nakamuta, 1983)；味觉感受器只有当接触到物体，接受被溶解的分子刺激后，才能确认是否食物；而嗅觉感受器能在不与食物直接接触的情况下接受从食物扩散到空气中的分子的刺激，能发现离它一定距离以外的食物。并且，由于嗅觉感受器树突远端分成多叉，栓锥顶部可能有许多小孔或因表皮层薄能让气体分子透过而接受从食物上扩散出来的分子多，因此灵敏度高。至于在取食时，下颚须向后下方伸展，可能有利于下唇须上的味觉感受器更能起到监察的作用。

Schoonhoven (1982) 在探讨昆虫与食物成分的关系时，把阻止昆虫咬食第一口的化合物称为取食抑制素，而把阻遏昆虫继续取食的称为取食阻碍素。七星瓢虫成虫在取食时下颚须不再与食物接触，因此可以断定其感受器对取食抑制素敏感，而对取食阻碍素起主要作用的感受器则位于下唇须上。

既然七星瓢虫成虫下颚须在选择食物时起着主要的作用，因此，可以认为其上着生大量的感受器正是适应于选食的需要。七星瓢虫对食物的选择比较严格，我们从饲喂人工饲料的试验看到它们爱吃新鲜的饲料，而厌弃陈旧的饲料，可能主要是由于后者中取食抑制素和阻碍素逐渐增加之故。至于在自然情况下下颚须的感受器对选择蚜虫作为捕食对象的生物化学原因尚应通过更多的试验和分析方能阐明。

参　考　文　献

严福顺、钦俊德、项秀芬 1982 七星瓢虫成虫下唇须化学感受器的细微结构。昆虫学报 25(2)：135—40。

Altner, H., L. Schaller-Selzer, H. Stetter & I. Wohlrab 1983 Poreless sensilla with inflexible sockets. A comparative study of a fundamental type of insect sensilla probably comprising thermo- and hygroreceptors *Cell Tissue Res.* **234**: 279—307.

Altner, H. & R. Loftus 1985 Ultrastructure and function of insect thermo- and hygroreceptors. In *Ann. Rev. Entomol.* **30**: 273—95.

Bernays E. A., W. M. Blaney & R. F. Chapman 1972 Changes in chemoreceptor sensilla on the maxillary palps of *Locusta migratoria* in relation to feeding. *J. Exp. Biol.* **57**: 745—53.

Blaney, W. M. & R. F. Chapman 1969 The fine structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of *Schistocerca gregaria Z. Zellforsch* **99**: 74—97.

Blaney, W. M., Chapman R. F. & Cook A. G. 1971 The structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of the *Locusta migratoria* and changes associated with moulting. *Z. Zellforsch.* **121**: 48—68.

Blaney, W. M. 1977 The ultrastructure of an olfactory sensillum on the maxillary palps of *Locusta migratoria* L. *Cell Tiss. Res.* **184**: 397—409.

Chapman, R. F. 1982 Chemoreception: The Signification of Receptor Numbers. In *Advances in Insect Physiology* **16**: 247—356.

Dethier, V. G. 1963 Chemoreception: The Receptors—Olfaction—Contact Chemoreception. In *Physiology of Insect Senses* pp 112—55.

Nakamuta, K. 1983 Visual orientation of a ladybeetle, *Coccinella septempunctata* L., toward its prey. *Appl. Ent. Zool.* **19**(1): 82—6.

Schaller, D. 1978. Antemal sensory system of *Periplancta americana* L.: distribution and frequency of morphologically different sensillum types and their sex-specific changes during post-embryonic development. Cell Tissue Res. 191: 121—39.

Schaller, L. 1982 Structural and functional classification of antennal sensilla of the cockroach, *Leueophaca maderae.* Cell Tisue Res. 225: 129—42.

Schoonhoven, L. M. & Henstra, S. 1972 Morphology of some rostrum receptors in *Dysdercus spp. Nethl. J. Zool.* **22**: 343—6.

Schoonhoven, L. M. 1972 Insect/plant relationship. Van Emden H. F. ed. *Symp. Royent. Soc.* London. p 87—99.

Schoonhoven, L. M. 1982 Biological aspects of antifeedants. *Ent. Exp. & Appl.* **31**: 57—69.

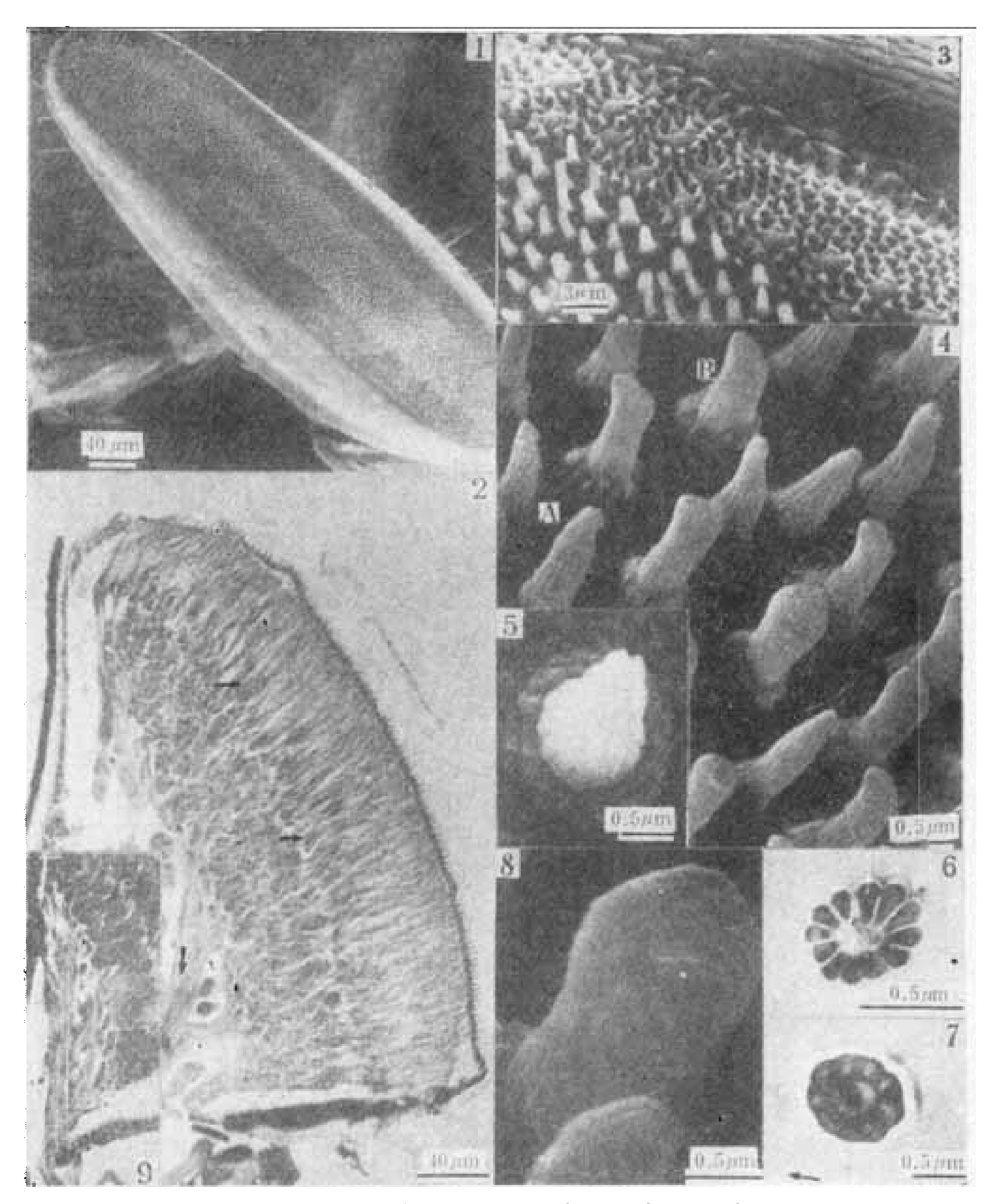
THE CHEMORECEPTORS ON THE MAXILLARY PALPS OF THE ADULT LADY BIRD BEETLE *COCCINELLA SEPTEMPUNCTATA*

YAN FU-SHUN QIN JUN-DE XIANG XIU-FEN

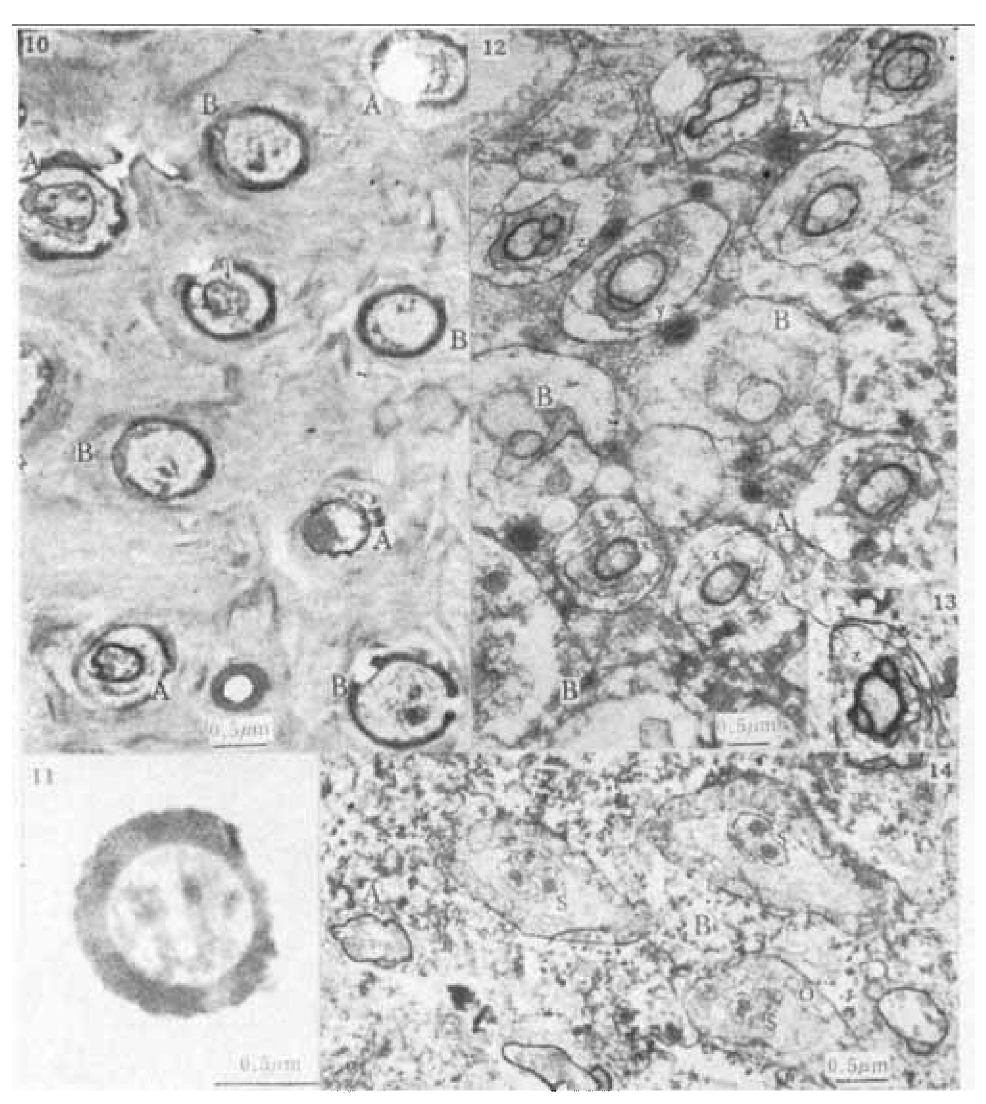
(Institute of Zoology, Academia Sinica)

The maxillary palp of the adult *Coccinella septempunctata* bears about 1,500 sensilla basiconica on the inner lateral surface of the terminal segment. About half of these sensilla resemble the sensilla on the abial palps instructure and seem to be gustatory in function, each sensillum containing 4—8 neurones and the distal segments of the dendrites enclosed in scolopales with at least three types of compartmentation. The rest of the sensilla are cylindrical, each about 3×1 micra in size, with rough, flat top where no openings has been found. The sensillum contains three neurones, one tormogen cell and one trichogen cell. Between the tormogen cell and the trichogen cell there is a large receptorlymph cavity. The scolopale is only marked with weak wall and terminates at the base of the cuticular projection or peg. The dendrites in the lumen of the peg subdivide into many fine branches. These sensilla seem to be olfactory in function. Our observation indicates that both the maxillary and labial palps function for detection of food when the beetle comes across an aphid or a piece of artificial diet, as seen in the rapid palpation. But the chemoreceptors on the maxillary palps seem to play different role from those on the labial palps during feeding when the maxillary palps are lifted aloft in the air while the labial palps remain in contact with the food. Therefore, they seem to function for the detection of the food rather than in regulation of food intake as feeding is in progress.

Key words · *Coccinella septempunctata*——maxillary palpus——gustatory receptor——olfactory receptor——sensillum basiconicum



1. 七星瓢虫成虫下颚须端节远端内侧面中部有栓锥形化学感受器约 1,500 个。
2. 下颚须端节纵切面，示感受细胞(→)、树突(↑)和神经支索(↓)。
3. 图 1 局部放大，示两边的棘刺和其间葵花状突起(↓)。
4. 栓锥形感受器放大，A 示 A 型感受器，表面棱脊明显，顶端有一个孔；B 示 B 型感受器。两者的基部都围有一环突起。
5. A 型感受器放大，示顶部孔口和基部环状突起。
6. A 型感受器顶部横切面，示顶部 12 个饰块状分枝和中间的孔口。
7. A 型感受器横切面，栓锥厚壁层中有空隙。
8. B 型感受器放大，顶部有许多半球状突起；图下方为 A 型感受器的顶部。
9. 各感受细胞的轴突汇成神经索。



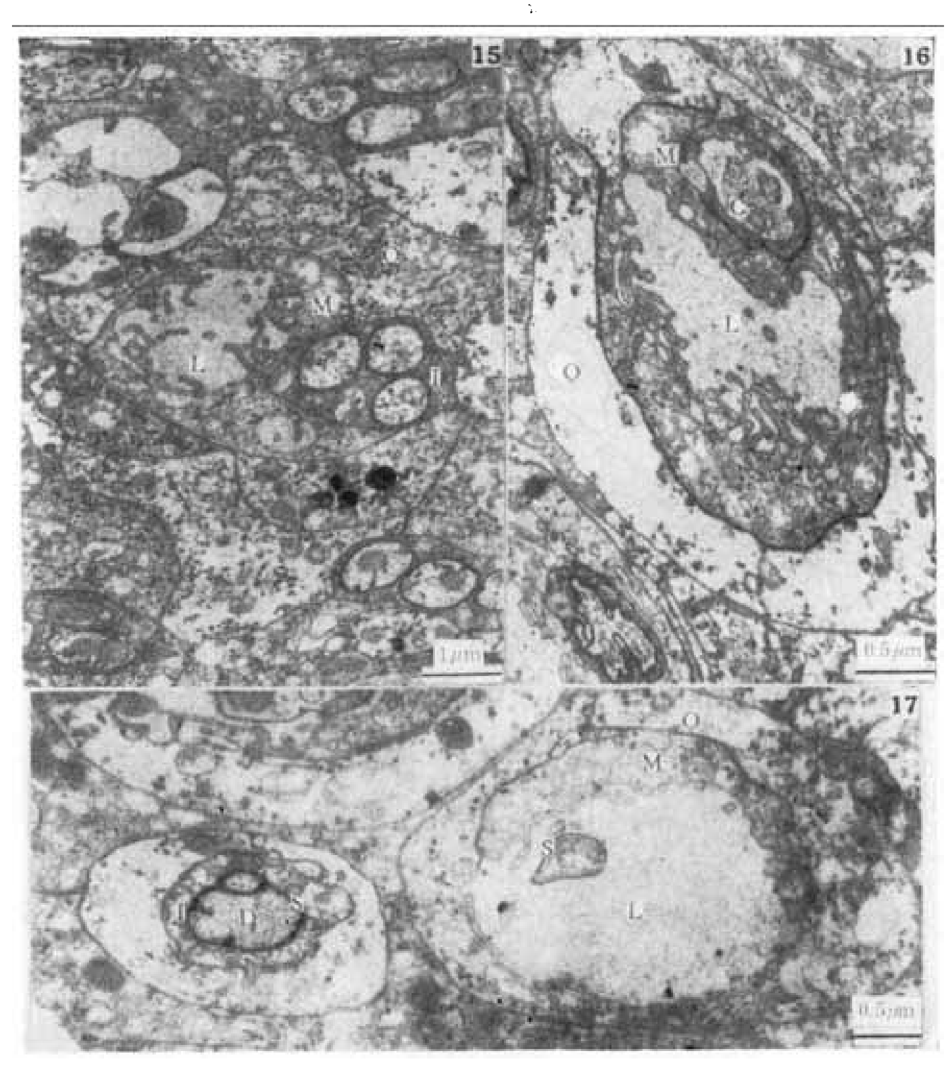
10.栓锥形感受器通过表皮层时横切面。两种感受器栓锥腔比较： A 型感受器的感橛变细后延伸到栓锥腔内(↓)，树突不分枝；B 型感受器的感橛不延伸到栓锥腔内。

11. B 型栓锥形感受器横切面，腔内无感橛，树突多而细，表明有分枝。

12.下颚须端节局部横切面，示 A、B 两种感受器的分布及 A 型感受器树突远区在一个感橛腔内(X)、两个感橛腔内(Y)和三个感橛腔内(Z)情形。

13.树突远区分隔在三个感橛腔内的另一种形式。

14.比图 10 近方而比图 12 远方部位横切面，3 个 B 型感受器的感橛(S)和其中的树突在感受器淋巴腔内，3 条树突不同程度地被感橛围隔，感橛变细并呈断裂状。



15. B 型感受器小体的内鞘细胞 (I) 围包 3 个感受细胞，中鞘细胞 (M) 有一个很大的空腔 (L)，外鞘细胞 (O) 开始围包内鞘细胞和中鞘细胞。

16. 比图 15 远方部位横切面，示内鞘细胞纤毛腔 (C)，中鞘细胞 (M) 围包内鞘细胞，外鞘细胞 (O) 围包中鞘细胞。

17. 比图16远方部位横切面，右边为 B 型感受器小体，中鞘细胞 (M) 已接近终端，感橛(S)和其中的树突浸润在液腔中；左边为 A 型感受器放大。